

**NOUVEAUX RESTES D'UN SERPENT BOÏDÉ
(MADTSOIA MADAGASCARIENSIS NOV. SP.)
DANS LE CRÉTACÉ SUPÉRIEUR
DE MADAGASCAR**

Par Robert HOFFSTETTER

En 1933, J. PIVETEAU a fait connaître une vertèbre de Serpent terrestre, récoltée par H. PERRIER de la BATHIE dans le Crétacé supérieur de la région de Marovoay (SE de Majunga, Madagascar). L'auteur l'interprète comme un Boïdé¹, très comparable aux représentants tertiaires (*Madtsويا*, *Palaeopython*, *Gigantophis*, etc...) et actuels (*Python*, etc...) de la même famille, et tout à fait distinct des Serpents crétacés (*Simoliophis*, *Dinilyisia*) décrits antérieurement. Je souscris entièrement à ces conclusions, mais je tenterai de démontrer plus loin que le fossile s'accorde au mieux avec le genre *Madtsويا*.

La pièce a été déposée au Laboratoire de Paléontologie du Muséum, mais elle a été évacuée pendant la dernière guerre, et n'a pu être retrouvée au retour des collections. Il est peu probable qu'elle soit définitivement perdue, mais elle peut se trouver égarée dans une quelconque collection, où il est actuellement impossible de la localiser.

Heureusement, R. LAVOCAT a effectué en 1955 des recherches dans la même région, et y a récolté de nouvelles vertèbres de Serpents, associées à des restes de Dinosauriens. Ces vertèbres, parfaitement compatibles avec celle qu'a figurée J. PIVETEAU, ont été recueillies aux environs de Berivotra, localité située à 35 km au SE de Majunga et à 25 km au NNW de Marovoay. Plus précisément, les récoltes proviennent de trois points, indiqués sur la carte ci-jointe par le signe conventionnel des gîtes fossilifères. Deux d'entre eux encadrent, au N et au S, la localité de Berivotra ; le premier a fourni une vertèbre (fig. 2 A), le second deux vertèbres et un grand zygosphène (fig. 3 E, F, D). Le troisième, à quelque 15 km au NNE du même repère, correspond à une colline (tanety), au N de la route Majunga-Ambalabé, entre les km 20 et 25 ; il a donné une vertèbre et 7 fragments (fig. 2 B, C), provenant de plusieurs individus.

Ces trouvailles, dont l'inventeur a bien voulu me confier la description, offrent un triple intérêt : 1^o elles permettent de reprendre et de compléter l'étude du fossile, dont le premier témoin est aujourd'hui égaré ; 2^o elles

1. Le terme « Pythonidé », utilisé par J. PIVETEAU (1933) est synonyme, mais « Boïdé » a la priorité.

donnent des localisations précises de gisements productifs dont l'âge peut être serré d'assez près ; 3^o elles montrent que ce Serpent est, avec les Dinosauriens, un membre constant de l'association faunique locale ;

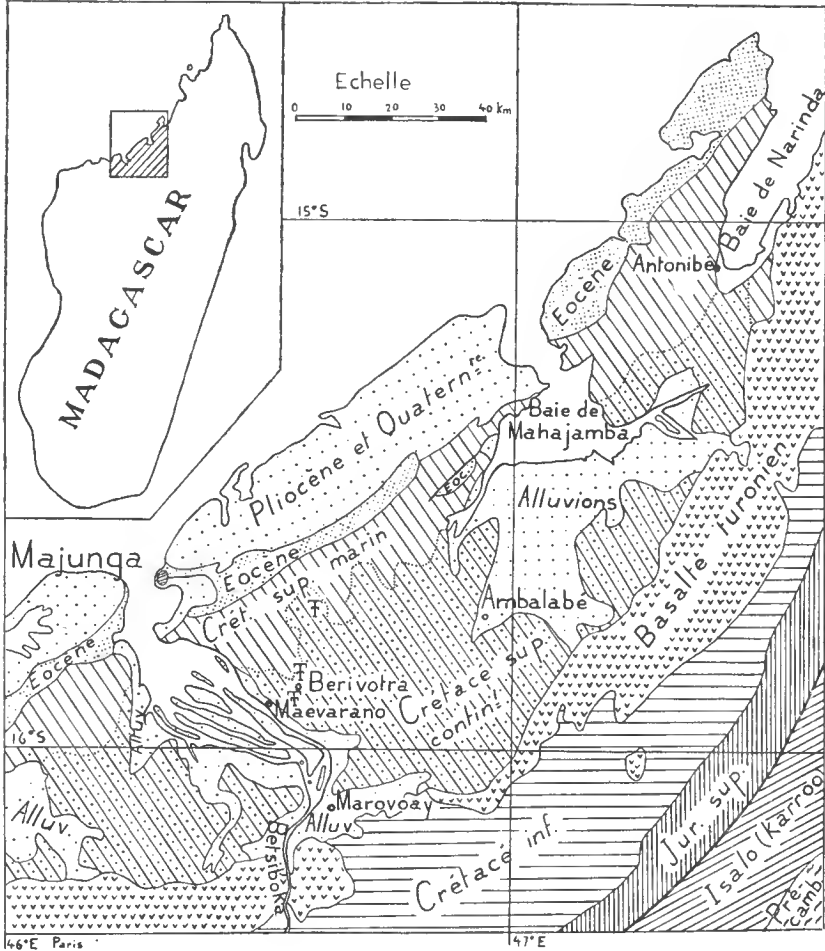


FIG. 1. — Carte géologique des environs de Majunga (d'après BESARIE, 1951), montrant les gisements (double F) à *Madtsoia madagascariensis*.

on peut donc espérer qu'une recherche systématique fera connaître non seulement d'autres vertèbres, mais aussi des pièces céphaliques de ce fossile remarquable.

LES GISEMENTS ET LEUR ÂGE.

Les pièces récoltées par H. PERRIER de la BATHIE et par R. LAVOCAT proviennent du Crétacé supérieur à Dinosauriens, largement développé

au SE de Majunga. En fait, cette série continentale affleure largement, depuis la baie de Narinda (région d'Antonibé) jusqu'à celle de Baly, au long d'un arc de quelque 250 km, dont la largeur atteint son maximum, 50 km, au SE de Majunga.

La série était attribuée par J. PIVETEAU (1926) au Cénomaniens-Turonien. Les études plus récentes tendent à la rajeunir quelque peu (voir BESAIKIE & COLLIGNON, 1960). Elle repose en effet sur des coulées basaltiques d'âge turonien (*ibid.*, p. 90) et paraît elle-même débiter au Turonien supérieur, au moins dans la région de Marovoay. Au NW de cette même région, elle est recouverte par des sédiments marins du Maëstrichtien inférieur (Marnes à Huîtres, avec *Crania* et *Lunulites*), eux-mêmes suivis par du Danien, puis du Paléocène-Éocène ; de sorte que les dépôts considérés représentent l'intervalle Turonien supérieur-Campanien. Mais cette extension verticale de l'épisode continental se réduit considérablement vers le N, où le régime marin persiste jusqu'au Coniacien et se rétablit dès le Santonien supérieur ; si bien que, dans le secteur d'Antonibé, les grès à Dinosauriens ne représentent plus que le Santonien inférieur et moyen.

Au SE de Majunga, c'est-à-dire dans leur zone d'extension maximale, ces dépôts continentaux se subdivisent en trois termes (BESAIKIE & COLLIGNON, 1960, p. 76) qui sont, de haut en bas :

3) Grès de Maevarano (250 m), avec intercalations d'argiles sableuses à Dinosauriens [*Majungasaurus crenatissimus* (Depéret) ; *Laplatasaurus madagascariensis* (Depéret) ; *Stegosaurus madagascariensis* Piveteau¹], Crocodiliens, Tortues et *Ceratodus*.

2) Grès grossiers de Marovoay (200 m), à stratification entrecroisée, fossiles rares [dents de Mégalosauridés et bois silicifiés (J. PIVETEAU, 1926) ; dents de *Ceratodus* (BESAIKIE & COLLIGNON, 1960)].

1) Grès et argiles d'Ankazomihaboka (50 m), avec quelques restes de Vertébrés [Poissons, Tortues, Crocodiliens (J. PIVETEAU, 1926)] ; ces couches, qui reposent sur le basalte, passent vers le N au Turonien supérieur à Échinides d'Antantilokey.

Selon les indications de R. LAVOCAT, les vertèbres de Serpent proviennent du terme supérieur (n° 3), ce que confirme d'ailleurs la position géographique des gisements, au long de la limite NW des affleurements de la série continentale, c'est-à-dire peu au-dessous des couches marines du Maëstrichtien inférieur. Il s'agit donc apparemment d'un niveau assez élevé du Sénonien, peut-être santonien (âge des grès à Dinosaures d'Antonibé), plus probablement campanien.

1. Les deux premières espèces ont été décrites par C. DEPÉRET (1896) et par A. THEVENIN (1907). Récemment, R. LAVOCAT (1955) a montré que le Mégalosauridé, d'abord désigné comme *Megalosaurus*, représente en réalité un genre propre, *Majungasaurus*. Le Sauropode, primitivement attribué à *Titanosaurus*, a été rapporté par A. F. de LAPPARENT (1957, p. 110) au genre sud-américain *Laplatasaurus*. Par ailleurs, la présence d'un Stégosaurien, démontrée par J. PIVETEAU (1926), est particulièrement remarquable ; il n'est connu que par deux dents, que leur morphologie conduit à attribuer au genre *Stegosaurus* ; mais la survivance de ce genre jurassique jusqu'au Sénonien est surprenante ; il faut souhaiter qu'une information plus complète permette d'établir qu'il s'agit bien d'un vrai *Stegosaurus* ou d'une forme propre à Madagascar, dont le squelette est encore inconnu.

AFFINITÉS ET DÉNOMINATION DU FOSSILE MALGACHE.

Comme l'a justement observé J. PIVETEAU, les vertèbres étudiées correspondent à un grand Boïdé, parfaitement caractérisé, au point qu'il serait oiseux d'y relever les particularités diagnostiques de la famille.

Les pièces récoltées appartiennent aux régions moyenne et postérieure du tronc. On ne connaît ni vertèbres antérieures (à hypapophyse bien développée), ni vertèbres cloacales (à lymphapophyses bifides), ni vertèbres caudales (à haemapophyses). On reconnaît cependant, dans le petit lot disponible, deux catégories, d'après l'ornementation de la face ventrale. Chez les pièces de la région moyenne (fig. 3 E) cette face porte un relief axial assez étroit, indistinct vers l'avant, plus net et mieux délimité vers l'arrière, où il émet deux ébauches de pointes postéro-latérales, à peine indiquées. Chez les autres, plus postérieures (fig. 2 A, C) le relief ventral est remarquablement large, mieux délimité sur toute la longueur du centrum, car il est bordé par des excavations latérales; ce bourrelet axial est convexe transversalement (sans crête sagittale) et concave longitudinalement; il porte également deux très légers pointements latéraux à son extrémité postérieure. Dans les deux groupes, ces ébauches de pointes postéro-latérales sont évidemment des insertions ligamentaires et non de véritables hypapophyses; exceptionnellement, elles peuvent être remplacées par une insertion unique, subcirculaire, à ornementation vaguement radiaire (fig. 3 F).

Si l'on compare ce Serpent malgache aux autres Boïdés, actuels et fossiles, on constate qu'il constitue un ensemble naturel avec deux autres Boïdés géants: *Madtsioia* (du Paléocène-Éocène de Patagonie, décrit par SIMPSON 1933) et *Gigantophis* (de l'Éocène supérieur d'Égypte, décrit par ANDREWS 1901 et 1906); cet ensemble se distingue des autres membres de la famille par un certain nombre de caractères énumérés ci-après.

1) Chez les trois formes, les prézygapophyses sont totalement dépourvues de la saillie latérale (mucron ou pointe plus ou moins développée), que l'on observe constamment, au-dessous de la facette articulaire, chez les divers Serpents modernes (et aussi chez les Amphisbénieniens). Ce sont en tout cas les seuls Boïdés connus chez lesquels on peut constater l'absence de toute trace de pointe prézygapophysaire¹. Mais cette absence se retrouve chez quelques autres Serpents fossiles (non Boïdés), notamment chez *Lapparentophis* (Serpent terrestre du Crétacé inférieur du Sahara, voir HOFFSTETTER 1959 a), chez *Simoliophis* (Serpent marin du Cénomaniens, descendant probable du précédent) et chez les Paléophidés (Serpents marins de l'Éocène, probablement dérivés de Boïdés anciens). On peut donc supposer que les premiers Serpents, comme les Sauriens, étaient dépourvus de pointes prézygapophysaires. L'apparition de ces saillants serait un caractère secondaire, acquis dès l'Éocène par certains Boïdés (notamment ceux d'Europe), puis généralisé chez tous les Serpents.

¹ Je préfère cette désignation à celle de « processus accessorius », proposée par MOSAUER en 1935.

2) Chez les trois mêmes formes, la face postérieure de l'arc neural porte, de chaque côté du zygantrum, une fossette profonde où débouche un foramen. Il s'agit d'une particularité apparemment mineure, mais

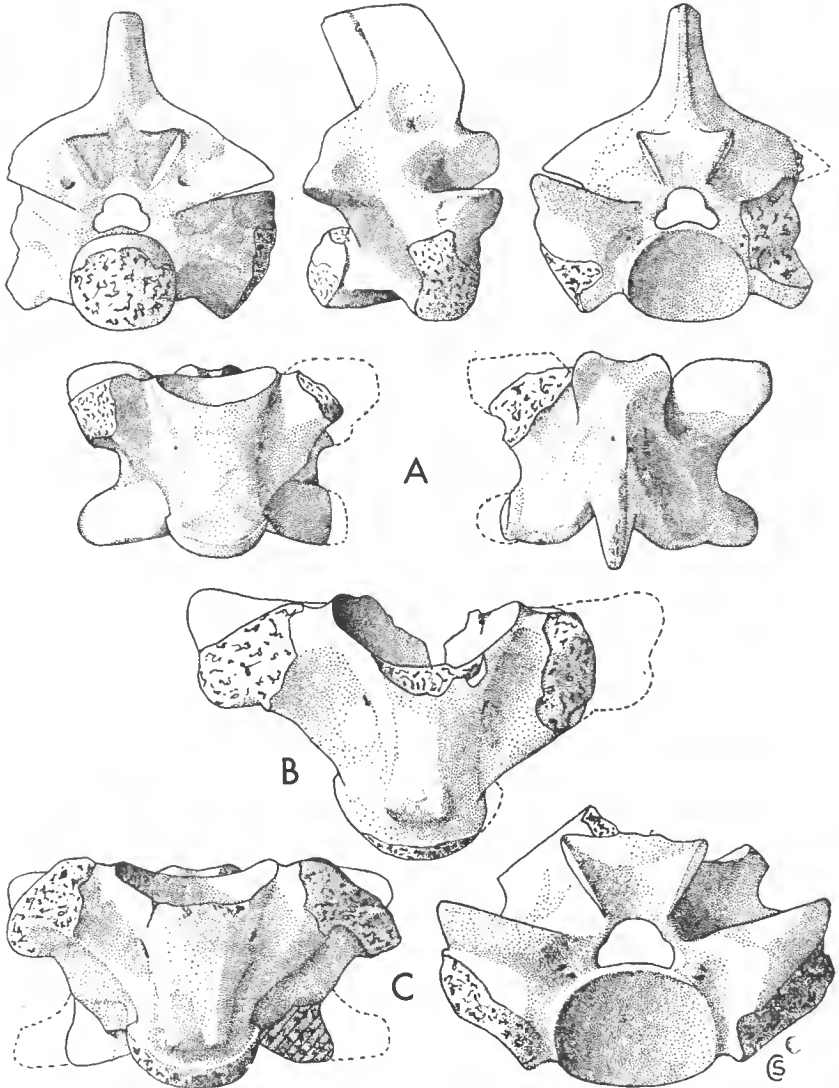


FIG. 2. — Vertèbres de *Madtsoia madagascariensis*, $\times 4/3$, provenant du N de Berivotra (A, holotype) et d'une colline au N de la route Majunga-Ambalabé (B, C).

cependant constante et très nette; elle caractérise l'ensemble considéré en l'opposant non seulement aux Serpents modernes, mais aussi à ceux de l'Éocène d'Europe. Chez les Boïdés modernes, on observe tout au plus,

sur la face considérée, de petits foramens, mais ils sont toujours minuscules, irréguliers et inconstants et il n'y a jamais de fossette profonde. Le seul genre qui, sur ce point, présente une lointaine analogie avec les fossiles considérés est *Sanzinia* (Boïdé malgache) ; ce dernier présente constamment un foramen homologue (non une fossette), qui occupe d'ailleurs une position beaucoup plus élevée, à l'angle supéro-latéral du zygantrum ; il débouche à l'entrée de la gorge qui sépare le toit zygantral de la facette articulaire.

3) Bien que moins significatif, on notera un troisième caractère commun aux trois fossiles considérés. Il s'agit de la présence de foramens nourriciers (généralement deux de chaque côté), qui débouchent sur la face antérieure du centrum, entre le cotyle¹ et le bord interne de la facette prézygapophysaire. Au contraire, les autres Boïdés sont généralement dépourvus de tels foramens ; je ne connais, comme exceptions, que les genres *Constrictor* (d'Amérique du Sud) et *Enygrus* (d'Océanie), qui présentent constamment, au même endroit, un foramen net, mais toujours unique. De tels foramens font également défaut chez les Typhlopidés, les Anilidés et les Xénopeltidés. Ils sont par contre fréquents chez les Colubroïdes (Colubridés, Élapidés, Vipéridés).

La considération de ces trois caractères permet donc d'isoler, parmi les Boïdés connus, les genres *Gigantophis* et *Madtsoia*, dont il faut rapprocher le fossile malgache. Sans doute cet ensemble illustre-t-il un groupe de Boïdés terrestres, largement répandu au Crétacé supérieur et qui aurait persisté jusqu'à l'Éocène en Afrique et en Amérique du Sud. C'est peut-être à partir de ce même groupe que se sont différenciés les Paléophidés², chez lesquels on retrouve notamment les caractères 1 et 3. Mais il est curieux de constater que, dès le début du Tertiaire, les Boïdés holarectiques s'étaient déjà séparés de l'ensemble ici considéré, et avaient acquis une morphologie vertébrale très proche de celle des formes modernes (voir par ex. *Palaeopython*).

En serrant davantage la comparaison, on constate que le fossile malgache est extrêmement voisin de *Madtsoia* ; en particulier, la face ventrale du centrum, déjà décrite, offre une ornementation tout à fait comparable. Au contraire, chez *Gigantophis*, les vertèbres dorsales moyennes (seules décrites) portent à la face ventrale un relief bien délimité, muni d'une arête sagittale, et formant en arrière un petit saillant qui représente une ébauche d'hypapophyse. A cet égard, *Gigantophis* est proche des Boïdés modernes.

En fait, la diagnose détaillée donnée par G. G. SIMPSON (1933) pour le genre *Madtsioia* s'applique point par point au fossile malgache. Il en résulte qu'il est impossible, à base de critères anatomiques, de séparer celui-ci génériquement. On peut s'étonner qu'un même genre de Serpent ait vécu à Madagascar au Crétacé supérieur et en Patagonie au début du

1. Après W. AUFFENBERG, j'adopte ce terme pour désigner la cavité glénoïde des vertèbres proœcles ou opisthocœles.

2. Il faut cependant remarquer que la morphologie vertébrale des Paléophidés conduit à leur supposer des ancêtres boïformes à hypapophyses développées dans toute la région dorsale.

Tertiaire. Mais on remarquera que des ressemblances ont déjà été relevées entre les faunes reptiliennes crétacées (voir p. ex. *Laplataosaurus*) et modernes (Iguanidés, Boïnés) des deux régions. La similitude des deux Serpents fossiles tendrait donc à confirmer le peuplement des deux aires

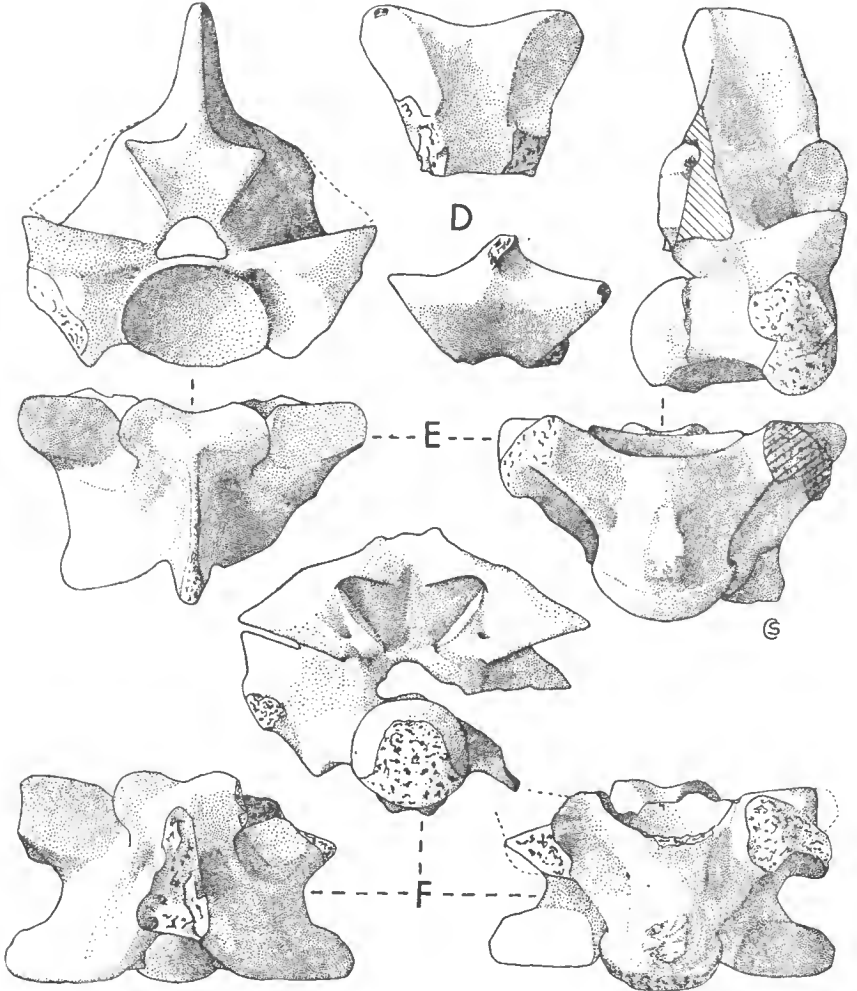


FIG. 3. — Vertèbres de *Madtsoia madagascariensis*, $\times 4/3$, provenant du S de Berivotra. Le zygosphène isolé (D) correspond au maximum de taille observé.

à partir d'un même stock. Il est cependant possible qu'une information plus complète conduise à restreindre les affinités reconnues entre les deux formes. Je rappellerai par exemple que j'ai fait connaître récemment un dentaire de *Madtsoia*, du Paléocène de Patagonie, où j'ai relevé divers caractères remarquables (HOFFSTETTER 1959), actuellement incontrô-

lables chez la forme malgache. Peut-être sera-t-on amené à créer pour celle-ci un genre particulier (de toute façon apparenté à *Madtsoia*, car les similitudes vertébrales sont trop poussées pour être considérées comme fortuites). Pour l'instant, ses caractères connus m'obligent à le rattacher au genre *Madtsoia*.

La forme malgache présentait une variation de taille, illustrée par les quelques pièces déjà récoltées. La plupart de celles-ci indiquent un animal moins grand que le type de *Madtsoia bai*, dont j'estime la longueur à 7-8 m. Mais certains fragments, notamment un zygosphène ici figuré (fig. 3 D) dont la largeur atteint 22 mm, correspondent à des individus plus puissants que ce même type.

Une étude détaillée met en évidence des différences (que je considère comme spécifiques) entre les formes malgache et patagone. En particulier, chez la première, la neurépine est plus puissante et plus inclinée; plus exactement elle s'élève d'abord verticalement puis s'incurve ensuite vers l'arrière; le caractère est net dès les vertèbres moyennes (fig. 3 E); il s'accroît dans les pièces plus postérieures (fig. 2 A). D'autre part, dans les vertèbres postérieures, le bourrelet ventral du centrum est beaucoup mieux délimité, par des dépressions latérales plus marquées. On notera aussi que le condyle est plus circulaire, moins déprimé dorso-ventralement. On pourrait relever de nombreux autres caractères de détail, dont l'énumération ne me paraît pas utile, jusqu'à ce qu'il soit possible d'effectuer une comparaison directe entre pièces strictement homologues.

Je suis donc conduit à séparer spécifiquement le fossile malgache, pour lequel je propose le nom de *Madtsoia madagascariensis* sp. nov. Je choisis comme holotype la pièce figurée ici fig. 2 A, qui provient du N de Berivotra; les autres échantillons constituent des paratypes. Sans doute aurait-il été souhaitable de donner la préférence à la première pièce récoltée et figurée; j'y ai renoncé, car celle-ci est actuellement égarée et son lieu d'origine n'est pas connu avec une précision satisfaisante; morphologiquement, elle s'accorde surtout avec l'échantillon de la fig. 3 E.

Comme on l'a vu plus haut, les genres *Madtsoia* et *Gigantophis* constituent, parmi les Boïdés, un groupe bien caractérisé. Je propose de l'élever au rang de sous-famille sous le nom de *Madtsoiinae* subfam. nov.

Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS (Ch. W.), 1901. — Preliminary note on some recently discovered extinct Vertebrates from Egypt (part II). *Geol. Mag.* (dec. 4), vol. 8, n° 448, pp. 434-444, fig. 1-2.
- 1906. — A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt. London (Brit. Mus.), Ophidia, pp. 306-312, pl. XXVI.
- BESAIRIE (H.), 1951. — Carte géologique de Madagascar au 1/1.000.000.
- BESAIRIE (H.) & COLLIGNON (M.), 1960. — Madagascar (Supplément). *Lexique Stratigraphique International*, vol. IV, fasc. 11, 190 p., 9 fig., 3 cartes.

- DEPÉRET (C.). 1896. — Sur l'existence de Dinosauriens Sauropodes et Théropodes dans le Crétacé supérieur de Madagascar. *C. R. Ac. Sc.*, t. 122, pp. 483-485.
- HOFFSTETTER (R.), 1959. — Un dentaire de *Madtsoia*, Serpent géant du Paléocène de Patagonie. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2), t. 31, n° 4, pp. 379-386, 2 fig.
- 1959 a. — Un Serpent terrestre dans le Crétacé inférieur du Sahara. *Bull. Soc. Géol. France* (7), t. 1, pp. 897-902, 2 fig.
- LAVOCAT (R.), 1955. — Sur une portion de mandibule de Théropode provenant du Crétacé supérieur de Madagascar. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (2), t. 27, n° 3, pp. 256-259, 1 fig.
- LAPPARENT (A. F. de), 1957. — The Cretaceous Dinosaurs of Africa and India. *Journ. Palaeont. Soc. India*, Lucknow, D N Wadia Jubilee Number, vol. 2, pp. 109-112, 1 fig.
- PIVETEAU (J.), 1926. — Contribution à l'étude des formations lagunaires du Nord-Ouest de Madagascar. *Bull. Soc. Géol. France* (4), t. 26, pp. 33-38, 1 fig.
- 1933. — Un Ophidien du Crétacé supérieur de Madagascar. *Ibid.* (5), t. 3, pp. 597-602, fig. 1-3, pl. XXVIII.
- SIMPSON (G. G.), 1933. — A new fossil Snake from the *Notostylops* beds of Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 67, art. 1, pp. 1-22, fig. 1-6.
- THEVENIN (A.). 1907. — Dinosauriens (Paléontologie de Madagascar IV). *Ann. Paleont.*, vol. II, pp. 121-136, 15 fig., 2 pl.